Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

VII. Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter.

Von **Gottlieb Haberlandt.**

Es sind nun schon nahezu vierzig Jahre verstrichen, seit Hugo von Mohl seine „Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter" veröffentlicht hat. Doch dauerte es ein volles Menschenalter, bis man diese Frage neuerdings eines eingehenderen Studiums werth hielt, und wenn wir es in ihr gegenwärtig mit einer pflanzenphysiologischen Streitfrage zu thun haben, so beweist dies nur, dass sie eben mehrseitiges Interesse zu erwecken vermochte.

Die Erscheinungen, um welche es sich hier handelt, sind übrigens auffällig genug. Zahlreiche „immergrüne" Gewächse erleiden mit Eintritt der kalten Jahreszeit einen eigenthümlichen Farbenwechsel, der, wenn man die Gesammtheit der winterlichen Verfärbungserscheinungen berücksichtigt, alle Übergänge vom reinsten Gelb bis zum dunkelsten Braun und intensivsten Roth umfasst. Wenn auch bisher die verschiedenen Arten der Winterfärbung auf zwei Erscheinungen zurückgeführt wurden, — Gelb- oder Braunfärbung, auch „Missfärbung" einerseits, und Rothfärbung durch Anthokyan andererseits, — so wollte man doch alle beide durch eine einzige, gemeinsame Ursache bedingt wissen und konnte sich nur betreffs der Art dieser Ursache nicht einigen. G. Kraus sieht die winterliche Verfärbung der Gewächse ausnahmslos als eine Wirkung der Kälte an, E. Askenasy dagegen stellt vor Allem den Einfluss des Lichtes in den Vordergrund.

Eine grössere Reihe von Untersuchungen, mit welchen ich im vorigen Herbste begann und bis April d. J. fortfuhr, über-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zeugte mich, dass sämmtliche Verfärbungserscheinungen ausdauernder Blätter auf dreierlei untereinander ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen beruhen, die überdiess auch bezüglich ihrer Ursachen zu trennen sind. In dem fortwährenden Auseinanderhalten dieser drei Erscheinungen, mögen sie nun vereinzelt oder combinirt auftreten, liegt der Schwerpunkt der vorliegenden Abhandlung.

Bevor ich nun eine ausführliche Darlegung des hier blos Angedeuteten versuche, will ich eine historisch-kritische Zusammenstellung der über diesen Gegenstand bereits von anderen Forschern mitgetheilten Beobachtungen zur Kenntniss des Lesers bringen.

H. v. Mohl[1] spricht von zweierlei Verfärbungsweisen ausdauernder Blätter, wobei er jedoch die eine derselben nur ganz flüchtig berührt. An vielen immergrünen Gewächsen nimmt die Blattfarbe zur Winterszeit einen auffallend schmutzig-gelben Ton an, so bei *Pinus, Abies, Taxus, Thuja* und namentlich bei *Juniperus Sabina*. Die mikroskopische Untersuchung ergibt keinen wesentlichen Unterschied vom Bau der Blätter im Sommer, doch sind die Chlorophyllkörner mehr gelblich gefärbt, als unter normalen Verhältnissen. Über die Ursache der Erscheinung spricht sich v. Mohl nicht aus, glaubt jedoch dem Standorte und dem Boden einen wesentlichen Einfluss auf das Zustandekommen derselben zuschreiben zu müssen.

Alle übrigen Farbenveränderungen — nämlich Braun- und Rothfärbung in ihren verschiedenen Nüancen — beruhen auf der Bildung eines purpurrothen Pigmentes, des Anthokyan. Dasselbe ist im Zellsafte gelöst und tritt entweder blos in der Oberhaut des Blattes oder auch im Mesophyll auf. Ist letzteres der Fall, so erzeugt es mit dem Grün der unversehrt gebliebenen Chlorophyllkörner eine bräunliche Mischfarbe. Seine Entstehung erfolgt ganz unabhängig vom Chlorophyll und dessen etwaiger Zerstörung.

---

[1] H. v. Mohl: Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter (1837). Vermischte Schriften, p. 375. ff.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zwischen dem Auftreten der Rothfärbung und dem Absterben der Blätter existirt kein Zusammenhang. Die Anthokyanbildung ist blos von einer durch klimatische Einwirkungen veranlassten Änderung der physiologischen Function der Blätter abzuleiten, und lässt sich, wenn man die häufige Röthung junger Triebe und Keimpflanzen, sowie parasitischer Gewächse ins Auge fasst, im Allgemeinen jenen Organen zusprechen, „welche nicht selbst Nahrungssaft aus unorganischen Substanzen bereiten, sondern sich auf Kosten organischen Stoffes, der von anderen Organen bereitet ist, ernähren; oder in welchen die Ernährung ganz aufgehört hat . . . .“

Auf die Ursachen der winterlichen Roth- und Braunfärbung immergrüner Gewächse kommt H. v. Mohl an verschiedenen Stellen seiner Abhandlung zu sprechen. Der wesentlichste Factor ist ihm die Temperaturserniedrigung, welche den Vegetationsprocess der Blätter unterbricht und Veranlassung gibt, dass sich, bei gleichzeitiger Einwirkung des Lichtes, Anthokyan in denselben bildet. Wärmemangel ist die eigentliche Ursache, das Licht hingegen die „äussere Bedingung“ der Roth- und Braunfärbung. Übrigens wird ausdrücklich bemerkt, dass das Licht in manchen Fällen direct die Anthokyanbildung hervorrufe, indem Pflanzen, welche im Gewächshause gehalten, vollkommen grün sind, starkem Sonnenlichte ausgesetzt, sich häufig roth färben.

Der Nächste, welcher auf die winterliche Färbung der Blätter aufmerksam machte, war Askenasy[1]. In seinen „Beiträgen zur Kenntniss des Chlorophylls“ führte er unter Anderem auch die Beobachtung an, dass unsere Thujen im Winter sich häufig gelb färben, und dass es namentlich die der Sonne zugewendeten Partien der Zweige sind, welche am vollständigsten vergilben. Askenasy hat sich schon damals die Ansicht gebildet: es beruhe der ganze Vorgang höchst wahrscheinlich auf Zerstörung des Chlorophylls durch Lichtwirkung.

Aus der vorhin besprochenen Abhandlung Mohl's ist nicht ersichtlich, ob er jene eigenthümlich lederbraune Verfärbung an *Buxus*, *Thuja* und anderen Pflanzen, die eine besondere Erschei-

---

[1] E. Askenasy: Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Bot. Ztg. 1867, p. 229.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nung für sich bildet, ebenfalls zu der durch das Auftreten von Anthokyan hervorgerufenen Roth- und Braunfärbung zählt. In eingehenderer Weise ist dieselbe erst von G. Kraus studirt worden, dem wir überhaupt eine grössere Anzahl lehrreicher Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse verdanken.

Kraus[1] fand, dass bei gebräunten Zweigen von *Buxus arborescens*, *Thuja occidentalis* und *plicata*, *Juniperus Sabina* und einigen anderen Coniferen der Träger des färbenden Pigmentes das Protoplasma ist, welches in feinkörnigen, oft wolkig vertheilten, lebhaft rothbraun oder kupferroth gefärbten Massen die Pallisadenzellen erfüllt. Der Zellkern ist überall erhalten, die Chlorophyllkörner sind — jene des Schwammparenchyms ausgenommen — zerstört.

Bringt man verfärbte Buxuszweige in's geheizte Zimmer, so ergrünen dieselben bereits nach 3—8 Tagen. Das homogen gewordene Protoplasma zerfällt hierbei durch Furchung in einzelne Körner. Dasselbe Resultat erhält man, wenn die Zweige im Finsteren gehalten werden. Kraus zieht nun aus der Thatsache, dass erhöhte Temperatur allein zur Wiederherstellung der grünen Farbe erforderlich ist, den allerdings nicht ganz berechtigten Schluss: es sei blos die eintretende Winterkälte als Ursache der Zerstörung von Form und Farbe der Chlorophyllkörner anzusehen.

Um die bereits von Askenasy hervorgehobene einseitige Verfärbung der Zweige erklären zu können, macht Kraus auf die Kältewirkung durch Strahlung aufmerksam. Die sich verfärbende Lichtseite ist es zugleich, an welcher die Wärmestrahlung am ungehindertsten vor sich gehen kann.

In einer späteren Reihe von Mittheilungen[2] wird die eigenthümliche Natur jener Chlorophyllmodification besprochen, welche bei der Braunfärbung von Buxus- und Thujenzweigen den das Protoplasma tingirenden Farbstoff bildet. Von den bei-

---

[1] Kraus: Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse, Sitzungsberichte der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen, Bot. Ztg. 1872, p. 109, 127

[2] Kraus, l. c. p. 558, 588, 772

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den Bestandtheilen des Chlorophylls[1] bleibt das Xantophyll unverändert, während das Kyanophyll eine bemerkenswerthe Umwandlung erleidet; es wird durch dieselbe dem bei Oscillarien gefundenen blaugrünen Farbstoff einerseits und dem sogenannten „Säurechlorophyll" andererseits nahe gebracht. Sein Spectrum zeigt folgende Eigenthümlichkeiten: Band I und II sind völlig ungeändert, III ist beträchtlich schwächer, IV ansehnlich stärker geworden. Kraus macht hierzu die Bemerkung: „Vielleicht darf man sich vorstellen, dass diese Modification mit einer Einwirkung des sauren Zellinhaltes zusammenhängt." — Das Wiederergrünen der Zweige im Frühjahr beruht nach ihm auf einer Umwandlung des braunen Farbstoffes in normales Blattgrün. „Die verhältnissmässig geringere Modification des Chlorophylls lässt auch begreifen, dass zu seiner Wiedernormirung das Licht entbehrlich ist."

Bezüglich des rascheren oder langsameren Auftretens der Braunfärbung hat sich Kraus in einem Nachtrage[2] zu den hier angeführten Mittheilungen dahin geäussert, dass jedenfalls mehrere aufeinander folgende Frostnächte nothwendig seien, um jene Erscheinung hervorzurufen.

Auch über die Röthung ausdauernder Blätter hat Kraus Untersuchungen angestellt. Er betont ausdrücklich, dass dieselbe streng local auftritt und dass überall, wo die Blätter sich decken, die grüne Farbe vollständig erhalten bleibt. „In den Pallisadenzellen der Blätter von *Mahonia* ist der ganze gegen die Epidermis gelegene Theil von einer abgerundeten, hyalinen und stark lichtbrechenden Masse eingenommen, die, wo die Blätter roth sind, schön karminroth, sonst schwach gelblich gefärbt erscheint und nach ihren Reactionen gegen Eisenchlorid und doppeltchromsaures Kali der Hauptmasse nach aus einem Gerbstoff besteht." Es wird übrigens nicht entschieden, ob der rothe Farbstoff thatsächlich Anthokyan sei, oder nicht.

---

[1] Ich referire hier im Sinne der Kraus'schen Ansichten über das Chlorophyll.

[2] Kraus: Weitere Mittheilungen über die winterliche Färbung grüner Pflanzentheile. Sitzungsb. der naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bot. Ztg. 1874, p. 406.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schliesslich macht Kraus auf die interessante Thatsache aufmerksam, dass die Chlorophyllkörner im Winter ganz allgemein ihre Stellung verlassen, und in Klumpen zusammengelagert dem Zellinneren sich zuwenden. Doch liegt diese Erscheinung kaum mehr in dem Bereiche unseres Themas und soll desshalb auf dieselbe hier nicht näher eingegangen werden.

Nach den Untersuchungen des genannten Forschers wird demnach die Winterfärbung ausdauernder Blätter durch dreierlei Vorgänge bedingt, welche er in nachfolgender Weise zusammenstellt: 1. Braunfärbung durch eine eigenthümliche Modification des blaugrünen Chlorophyllbestandtheiles. 2. Rothfärbung durch das Auftreten eines in Gerbstoffballen eingelagerten, in Wasser löslichen rothen Farbstoffes. 3. Nüancenänderung des Blattgrün durch Umlagerung und Ballung der Chlorophyllkörner.

Ich werde später den Nachweis liefern, dass bei dieser Aufzählung ein wesentlicher Factor der winterlichen Verfärbungserscheinungen, nämlich das Vergilben der Zweige übergangen, oder richtiger gesagt, in die „Braunfärbung" mit einbezogen wurde. Dasselbe ist jedoch von letzterer ganz unabhängig.

Gegen die von Kraus geäusserte Ansicht über die Ursache der Winterfärbung an *Thuja*, *Taxus* etc. hat zunächst Batalin[1] Einwände erhoben. Er stellt die ganze Erscheinung in Parallele mit der von ihm beobachteten Zerstörung des Chlorophylls in den Blättern zahlreicher Coniferen, herbeigeführt durch intensive Beleuchtung während des Frühjahres und Sommers. „Die von Kraus beobachtete Verfärbung der Blätter unter der Wirkung des Frostes ist nur an den dem starken Lichte ausgesetzten Blättern oder ihren Theilen bemerkbar. Die lederbraune Farbe im Winter können nur solche Blätter annehmen, deren Chlorophyllpigment vorher durch starkes Licht (bisweilen zum Theil) zerstört war, da im Winter aus dem Inneren des Strauches von *Thuja occidentalis* herausgenommen und in's freie Licht gestellte Zweige .... sogar bei starken Frösten die lederbraune Farbe

[1] A. Batalin: Über die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen, Bot. Ztg. 1874, p. 433.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht annehmen.“ Die in der ersten Hälfte dieses Satzes ausgesprochene Behauptung ist entschieden unrichtig; der Versuch, auf welchen sich Batalin stützt, lässt eine ganz andere Erklärung zu. — Schliesslich bestreitet der genannte Forscher die Wirksamkeit der Wärmestrahlung.

Askenasy ist im vorigen Jahre neuerdings auf diesen Gegenstand eingegangen[1]), indem er zugleich die Kraus'sche Ansicht über das Zustandekommen der Winterfärbung ausdauernder Blätter in noch entschiedenerer Weise bekämpfte, als Batalin. Zunächst wird zugegeben, dass eine Wiederergrünung „missfärbiger“ Thujenzweige allerdings auch im Dunkeln erfolge; allein der Schluss, welchen Kraus aus dieser Thatsache zieht, sei nicht berechtigt. Askenasy führt dabei als Gegenargument auch folgenden Satz an: „Es ist bis jetzt kein einziger Fall bekannt, wo Chlorophyll lebender Pflanzen, oder Chlorophyllösung durch Einfluss niederer Temperatur ohne Mitwirkung des Lichtes zerstört oder verfärbt worden wäre.“ Überdies stellte er mit grünen Thujenzweigen einen directen Versuch an über die Einwirkung der Kälte auf die grüne Farbe der Blätter. Dieselben wurden 36 Stunden hindurch im Kältemischungsapparate belassen, worin sie einer Temperatur von minus 7—10°R. ausgesetzt waren. Doch hatte sich nach Ablauf dieser Zeit die schön dunkelgrüne Farbe der Zweige nicht geändert.

Stichhältig ist übrigens dieser Gegenbeweis nicht. Der Versuch lehrt blos, dass durch Kältewirkung direct keine Zerstörung des Chlorophylls herbeigeführt wird. Dasselbe lässt sich ganz leicht auch an Chlorophyllextracten nachweisen. Allein von Kraus ist ja eine derartige Umwandlung des Chlorophylls gar nicht behauptet worden. Er fasst vielmehr den ganzen Vorgang in der Weise auf, dass durch die Kältewirkung gewisse chemische Bestandtheile des Zellinhaltes, vielleicht organische Säuren, in die Möglichkeit versetzt werden, zerstörend, oder besser gesagt, modificirend auf das Chlorophyll einzuwirken. Tritt nun an einzelnen Thujenzweigen oder selbst an ganzen Sträuchern die Braunfärbung nicht auf — letzteres kommt auch

---

[1] Askenasy: Über die Zerstörung des Chlorophylls lebender Pflanzen durch das Licht. Bot. Ztg. 1875, p. 457, 473, 496.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

thatsächlich in der Natur gar nicht selten vor — so wird man hieraus lediglich auf das Nichtvorhandensein jener das Chlorophyll verändernden Stoffe schliessen dürfen, nicht aber darauf, dass die Winterkälte überhaupt keinen Einfluss auf die Braunfärbung der Zweige besitze. — Es gibt übrigens auch einen directen Beweis für das Eintreten gänzlicher Zerstörung des Chlorophylls als einer Folge der Kältewirkung. Wiesner[1] zeigt nämlich in einer soeben erschienenen Abhandlung „Über die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze", dass lebhaft grüne Blätter von *Oxalis acetosella*, deren Zellsaft bekanntlich stark sauer reagirt, sowohl in siedendem Wasser, als auch in Folge der Frostwirkung ihre lebhafte Farbe verlieren und schmutzig lichtbräunlich werden.[2] Die obige Annahme Askenasy's kann desshalb nicht mehr als richtig gelten.

Gegenüber der Kraus'schen Ansicht wendet der letztere mit Recht ein, dass, weil es sich hier um den Einfluss andauernd niedriger Temperaturen handelt, neben der Strahlung auch die Leitung der Wärme in Betracht zu ziehen sei. Wenn die Leitungsfähigkeit des Mesophylls auch noch so gering ist, so können doch unmöglich so grosse Temperaturdifferenzen an den einzelnen Partien desselben Blattes oder Zweiges resultiren, dass die eine frei exponirte Stelle gänzlich verfärbt wird, die benachbarte vor Wärmestrahlung geschützte Stelle dagegen schön grün bleibt.

Auch Askenasy vergleicht die winterliche Färbung der Blätter mit der von Batalin beobachteten Vergilbung zur Frühlings- und Sommerszeit. Für jene winterlichen Verfärbungserscheinungen an Thujen und sonstigen Coniferen, die speciell Askenasy im Auge hat, ist diese Parallele in der That ganz zutreffend. Die daraus sich ergebende Folgerung, dass es auch in diesem Falle das Licht sei, welches die Verfärbung bewirkt, stützt sich zudem auf einige Beobachtungen über den das

---

[1] Wiesner: Über die natürlichen Einrichtungen etc., Festschrift zur Feier des fünfundzwanzigjährigen Bestehens der k. k. Zoolog.-Botan. Gesellschaft in Wien, 1876, p. 21 ff.

[2] Vgl. l. c. p. 24.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Protoplasma tingirenden Farbstoff selbst. Die Untersuchung des Alkoholextractes aus „rein gelben" Zweigen führt Askenasy zu der Ansicht, dass der gelbe Farbstoff der Thujen ein Gemisch von durch Lichteinfluss verändertem Kyanophyll mit relativ viel Xantophyll darstellt, eine Ansicht, „die im Wesentlichen mit der von Kraus geäusserten übereinstimmen" soll. Letzterer spricht übrigens von einem lederbraunen Pigmente und lässt sich aus seinen Angaben über dasselbe die von Askenasy betonte Übereinstimmung der beiderseitigen Ansichten wohl kaum erkennen.

Bezüglich der winterlichen Rothfärbung ausdauernder Blätter wird hervorgehoben, dass die theilweise Bedeckung der letzteren geradezu „Schattenrisse" auf denselben hervorruft. Die rothen Backen der Äpfel, Birnen, Pfirsiche und anderer Obstarten entstehen immer auf der stärker beleuchteten Seite der Frucht. Es ist also, namentlich im ersteren Falle, das Licht als die Hauptursache der Rothfärbung anzusehen.

Wiesner[1] charakterisirt den gegenwärtigen Stand der ganzen Frage mit folgenden Worten: „Die Auffassung der Winterfärbung immergrüner Gewächse seitens G. Kraus ist also völlig verschieden von jener, welche in grosser Übereinstimmung mit einander Askenasy und Batalin gewonnen haben. Dass Kraus den Einfluss des Lichtes auf die Zerstörung des Chlorophylls übersieht, liegt wohl auf der Hand; andererseits sind auch die beiden anderen Forscher von einer einseitigen Auffassung der Verhältnisse nicht freizusprechen; unter der grossen Zahl von Beobachtungen, welche Kraus in seinen, die winterliche Färbung der immergrünen Gewächse betreffenden Arbeiten niedergelegt hat, sind einige enthalten, welche zweifellos mit der Wirkung des Lichtes auf das Chlorophyll Nichts zu schaffen haben."

Wenn man die Mittheilungen von Kraus mit den Angaben Askenasy's aufmerksam vergleicht, so muss man schon im Vorhinein auf die Vermuthung gelangen, dass hier — abgesehen von der Nüancenänderung der Farbe grüner Blätter — nicht zwei, sondern drei verschiedene Verfärbungsweisen besprochen werden. Über die Röthung der Blätter kann allerdings kein

[1] L. c. p. 36.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zweifel herrschen. Doch fällt es bezüglich der Gelb- und Braunfärbung auf, dass sich die Kraus'schen Beobachtungen stets nur auf mehr oder weniger dunkelbraune Zweige beziehen, während Askenasy von einem „sehr schwachen, oft ganz hellgelben Farbenton" der Thujen spricht. Nichtsdestoweniger nehmen Beide an, dass hier nur eine einzige Erscheinung vorliege. Kraus betrachtet die Vergilbung als ein Übergangsstadium zur Braunfärbung und Askenasy spricht überhaupt nicht viel von gebräunten Zweigen. — Thatsächlich jedoch sind es zwei verschiedene Arten der Verfärbung, auf welche hier Rücksicht zu nehmen ist, und tritt diese Verschiedenheit gerade an *Thuja occidentalis* am Eclatantesten hervor. Die dunkel lederbraun verfärbten Sträucher waren niemals gelb und vergilbte Zweige dagegen werden niemals lederbraun. Es bilden desshalb die Thujen ein ausgezeichnetes Materiale für diesbezügliche vergleichende Untersuchungen. Denn nicht alle ausdauernden, im Winter sich verfärbenden Blätter zeigen blos eine dieser Verfärbungsweisen. Sehr häufig treten beide combinirt auf und erschweren durch das Hervorrufen scheinbarer Übergänge die richtige Erkenntniss des Sachverhaltes. Als Beispiel hiefür mag *Buxus* gelten. Es ist dies gerade jener Strauch, auf den sich die Beobachtungen von Kraus zumeist beziehen.

Ich will nun die drei verschiedenen Arten der Winterfärbung ausdauernder Blätter an typischen Beispielen einzeln durchgehen und schliesslich die Combinationen betrachten, in welchen sie an ein- und derselben Pflanze auftreten können.

Die winterliche Gelbfärbung ausdauernder Blätter ist eine namentlich bei Coniferen ziemlich häufige Erscheinung. Ich beobachtete sie an *Thuja occidentalis* und *gigantea*, *Thujopsis dolobrata* S. Z., *Th. laete virens* Lindl., *Cupressus Lawsoniana* Murray, *Chamaecyparis plumosa* Hort., *Pinus silvestris*, *P. Pichta Fisch.* und *Nordmanniana Stev.*, *Abies lasiocarpa* und besonders deutlich an jungen Trieben von *Taxus baccata*. — Es ist dies offenbar dieselbe winterliche Verfärbungsweise, auf welche schon H. v. Mohl in Kürze hinwies, als er von dem

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

„schmutzig gelben Farbentone" verschiedener Coniferen sprach. Die mikroskopische Untersuchung der vergilbten Partien bestätigt diese Annahme. Das Protoplasma der Pallisadenzellen erscheint kernig, zuweilen „wolkig", die stark verblassten Chlorophyllkörner sind nur sehr schwach contourirt und verschmelzen mitunter vollständig mit dem übrigen Protoplasma. Dieses etztere zeigt öfters eine schwach gelb-grünliche Färbung, auch in solchen Fällen, wo keine Desorganisation der Chlorophyllkörner stattfand. Doch scheint dieses Austreten des grünen Farbstoffs für die beginnende Zerstörung der Chlorophyllkörner charakteristisch zu sein. — Der Zellkern ist stets deutlich erhalten.

Was den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Gelbfärbung anlangt, so fällt derselbe bereits in die Tage des Herbstes. Am 15. October v. J., lange vor Eintritt des Frostes, sah ich schon zahlreiche vergilbte Zweige von *Thuja*, *Pinus* und *Taxus*. Die Einseitigkeit der Verfärbung war stets deutlich erkennbar. Ausnahmslos waren es die der Lichtwirkung ausgesetzten Partien, welche entweder allein, oder doch um Vieles rascher verfärbt wurden, als die beschatteten Theile. An *Pinus silvestris* z. B. konnte man auf das Deutlichste wahrnehmen, wie den verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen ein verschiedener Grad der Verfärbung entsprach. Die jungen Nadeln am Zweigende sind schon im November durchaus gelb, die älteren vergilben nur an ihrer Spitze vollständig. Im Übrigen lässt sich an jeder einzelnen Nadel eine heller und eine dunkler gefärbte Seite unterscheiden. Nur das untere Ende jedes Nadelpaares, dort wo dasselbe von den Schuppenblättchen umschlossen ist, bleibt immer lebhaft grün. — Am Auffallendsten kommen diese Verhältnisse an den Zweigen von *Thuja occidentalis* zur Geltung, die ja vermöge ihrer Gestalt und Lage den grösstmöglichen Gegensatz zwischen Beleuchtung und Beschattung zulassen. Während die eine Seite fast goldgelb gefärbt ist, behält die andere den ganzen Winter hindurch ihre grasgrüne Farbe. — An jungen Taxustrieben gleicht sich dieser Unterschied sehr rasch aus, so dass nach wenigen Wochen sowohl Ober- als Unterseite der Blätter vergilbt erscheinen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es war wol im Voraus schon höchst wahrscheinlich, dass bei dem Zustandekommen dieser einseitigen Verfärbung auf keinerlei den Blättern oder Zweigen eigenthümliche Bilateralität Rücksicht zu nehmen sei. Wenn man einen vergilbten Zweig von *Thuja occidentalis*, natürlich ohne ihn zu beschädigen, in eine solche Lage bringt, dass nun die frühere Schattenseite dem Lichte ausgesetzt ist, so färbt sich nach einiger Zeit auch diese gelb. Ich muss auf diesen Umstand einiges Gewicht legen, da sich gebräunte Thujen ganz anders verhalten.

Der physiologische Process, welcher die hier zu besprechende Erscheinung hervorruft, schreitet den ganzen Winter hindurch, wenn auch nur langsam, fort, so dass die Gelbfärbung erst mit Eintritt des Frühjahrs ihre grösste Intensität erreicht hat. Es wird dabei — abgesehen von Altersunterschieden — lediglich von der Gestalt, Anordnung und Lage der Blätter, vom Aufbau der Zweige und von der isolirten oder geschützten Lage des ganzen Strauches oder Baumes abhängen, ob man schliesslich blos eine vergilbte äussere und grüne innere Partie desselben unterscheiden kann, oder ob jeder einzelne Zweig, jedes Blatt diesen Gegensatz der Färbung veranschaulicht.

Als unmittelbare — doch nicht alleinige — Ursache der Gelbfärbung ist demnach das Licht anzusehen. Für die Richtigkeit dieser Behauptung sprechen sowohl die vorhin auseinandergesetzten Thatsachen, als auch das frühe Auftreten der Erscheinung. Man wird einer bestimmten Temperaturerniedrigung, die aber noch keinen Frost zur Folge hat, blos insoferne einen Einfluss auf das Leben der Pflanze zugestehen, als sie gewisse physiologische Vorgänge einschränkt, oder selbst ganz aufhebt; an einen tieferen Eingriff in die Constitution des Organismus ist wohl kaum zu denken. In diesem Sinne erklärt sich also die winterliche Gelbfärbung ausdauernder Blätter durch eine unausgesetzte Zerstörung des vorhandenen Chlorophylls bei mangelnder Neubildung desselben[1]. Das

[1] Sachs bringt in seiner Experimentalphysiologie (1865, p. 55) einige specielle Angaben über die untere Temperatursgrenze der Chlorophyllbildung: Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* blieben bei Temperaturen unter 6° C. binnen 15 Tagen am Lichte gelb. Ebenso Keimpflanzen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Licht zerstört das Chlorophyll, doch erst die Temperaturerniedrigung macht diese Zerstörung ersichtlich. Von Wiesner[1] wird die Gelbfärbung im gleichen Sinne erklärt.

Wenn dann zu Beginn des Winters auch Temperaturen unter Null sich einstellen, so können diese an dem bisherigen Gang der Verfärbung nichts ändern. Doch scheinen sie auf die Organisation des Protoplasmas vergilbter Zellen in höherem Masse einen störenden Einfluss auszuüben, als auf jenes der grün gebliebenen Zellen.

Bringt man gelbe Thujenzweige in's warme Zimmer, so ergrünen sie nach einiger Zeit[2]. Stellt man sie aber, selbstverständlich bei gleicher Temperatur, in's Dunkle, so ändert sich ihre gelbe Färbung nicht im Geringsten. Bei Lichtausschluss erfolgt eben keine Neubildung von Chlorophyll.

Ich habe diesen Versuch hier nur desshalb angeführt, weil er auf das Klarste beweist, dass Kraus, welcher auch im Dunkeln ein Wiederergrünen gebräunter Zweige beobachtete, eine andere Verfärbung im Auge hat, als Askenasy.

Die Vergilbung tritt niemals an allen Gewebspartien der Blätter so vollständig auf, dass ein aus zerriebenen Zweigen gewonnener Alkoholextract blos den die Gelbfärbung bedingenden Farbstoff, d. i. das Zerstörungsproduct des Chlorophylls enthielte. Das Schwammparenchym und zum Theile selbst die Pallisadenzellen führen regelmässig noch unverändertes Chlorophyll, welches sich aus dem gelbgrünlichen Extracte durch Benzol leicht ausschütteln lässt. Nach erfolgter Trennung der Farbstoffe ist die weingeistige Lösung um Vieles dunkler gelb, als nach dem Ausschütteln eines gewöhnlichen, mässig concentrirten Chlorophyllextractes. Denn einestheils tritt hier, wie schon Askenasy hervorhob, das schwerer zerstörbare Xanthophyll in relativ reicheren Mengen auf, als sonst, und anderentheils geht das ebenfalls gelblich gefärbte Zerstörungsproduct des Chlorophylls nur zum geringsten Theile in das Benzol über.

---

von *Zea Mais*. An *Brassica Napus* dagegen zeigte sich nach 3 Tagen eine Spur Grün bei 3—5° C., welches sich nach 7 Tagen sättigte.

[1] L. c. p. 37.

[2] Vgl. Askenasy, Bot. Ztg., 1867.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Jüngere Blätter und Zweige werden leichter verfärbt, als ältere. Am schönsten lässt sich dies an *Taxus baccata* beobachten, wo die verschiedenen Blätter, ihrer Altersfolge entsprechend, drei bis vier ganz bestimmte Abstufungen der Gelbfärbung zeigen. Die freiere Exposition, die vollständigere Durchleuchtung und schliesslich die grössere Empfindlichkeit junger Pflanzentheile überhaupt, erklären in genügender Weise die besprochene Erscheinung.

Auf eine zweite Frage, wesshalb nur bestimmte Pflanzenspecies, oder wie z. B. bei *Thuja occidentalis* nur einzelne Individuen von der winterlichen Gelbfärbung betroffen werden, andere dagegen grün bleiben, oder die Braunfärbung zeigen, auf diese Frage ist gegenwärtig noch keine genügende Antwort möglich. Ein diesbezüglicher Versuch über die Zerstörbarkeit des Chlorophylls vergilbter und nicht vergilbter Thujen wurde in folgender Weise durchgeführt. Ich extrahirte aus den grün gebliebenen Zweigen eines sonst vergilbten Strauches das Chlorophyll durch Alkohol und brachte die Lösung mit dem ebenfalls alkoholischen Chlorophyllextracte einer durchaus unverfärbten Thuja auf genau die gleiche Concentration. Hierauf wurden beide Lösungen in vollständig gleich weiten Eprouvetten der Wirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt. Schon nach wenigen Tagen zeigte sich in ihrer Färbung ein merkbarer Unterschied. Die von der theilweise vergilbten *Thuja* herrührende Lösung zeigte eine dunkler gelbbraune Farbe, als die Vergleichslösung. Als letztere schon vollständig verblasst und farblos war, besass erstere noch immer ihre gelbbräunliche Färbung. Ich modificirte sodann den Versuch in der Weise, dass ich beide Chlorophyllextracte vorerst mit gleichen Mengen von Benzol schüttelte, und nun die verschiedenen Lösungen gesondert der Wirkung des Lichtes aussetzte. Es stellte sich dabei heraus, dass die Xantophylllösungen in ganz gleicher Weise und in derselben Zeit entfärbt wurden, dass hingegen die Benzol-Chlorophyllextracte[1] (Kyanophyll nach Kraus)

[1] Bezüglich der Trennung der sog. Chlorophyllbestandtheile folge ich hier den Anschauungen Wiesner's, Cohn's und theilweise Pringsheim's: Schüttelt man eine weingeistige Roh-Chlorophylllösung mit Benzol, so geht in das letztere eigentliches Chlorophyll über, während das Xantophyll im Weingeiste zurückbleibt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

genau dasselbe Verhalten zeigen, wie es vorhin beschrieben wurde: Dunklere Färbung und langsameres Verblassen auf der einen, hellerer Farbenton und rasehere Zerstörung auf der anderen Seite.

Wenn es nun auch leicht einzusehen ist, dass die soeben erörterte Erscheinung dem Zustandekommen der Gelbfärbung nur günstig sein kann, so dürfte es doch andererseits schwer fallen, sie auf befriedigende Weise zu erklären. Die Annahme, dass man es hier mit einer eigenthümlichen Modification des Chlorophylls selbst zu thun habe, ist wohl abzuweisen. Viel wahrscheinlicher ist es, dass in den vergilbenden Thujen eine besondere, uns nicht näher bekannte Substanz vorkommt, welche die Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht in der besprochenen Weise modificirt. Die Zusammensetzung des Bodens scheint hierbei von gar keinem Einflusse zu sein, da oft gelbe, grüne und braune Thujen dicht nebeneinander stehen. Bis auf weiteres wird man daher die Gelbfärbung als eine zum Theil besonderen Pflanzen*species* zukommende, zum Theil ganz *individuelle* Eigenthümlichkeit auffassen müssen.

Die winterliche *Braunfärbung* ausdauernder Blätter ist eine ebenso häufige Erscheinung, als die Gelbfärbung. Bald lässt sich eine tief lederbraune Farbe beobachten, wie z. B. an *Thuja orientalis* und oft auch an *Th. occidentalis;* bald ähnelt dieselbe mehr dem Rostroth und mag hier ebenfalls *Thuja occidentalis* als Beispiel dienen. Zuweilen zeigt sie einen Stich in's Grünliche — *Thuja plicata, Sequoia gigantea* — oder Schwärzliche — *Taxus baccata, Wellingtonia.*

Auch diese Verfärbungsweise betrifft die der Lichtwirkung oder Wärmestrahlung ausgesetzten Partien der Blätter und zeichnet sich hierbei durch streng locales Auftreten aus. Wo die jüngsten Fiederästchen von *Thuja* sich kreuzweise decken, da unterbricht ein grünes 2—3 Quadratmillimeter grosses Fleckchen die braune Färbung. Vollständig unverändert bleibt zwar die Farbe der Schattenseite nicht erhalten, doch ist es lediglich ein Nüancenunterschied des Grün, welcher hier in Betracht kommt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die mikroskopische Untersuchung der gebräunten Blätter ergibt folgendes Resultat:

Das Protoplasma der Pallisadenzellen ist ganz gleichmässig von einem rothbraunen Farbstoffe tingirt, wobei die Chlorophyllkörner, so lange sie eben noch erhalten sind, genau dieselbe rothbraune Färbung besitzen, wie der übrige Zellinhalt. Doch dauert es gewöhnlich nur einige Wochen, bis sie auch die Selbständigkeit der Form eingebüsst haben. Man sieht dann in jeder Zelle nichts als braunes, wolkiges Protoplasma und darin eingebettet den Zellkern sammt einem oder zwei grösseren Öltropfen.

Ich habe übrigens durch einen höchst einfachen Versuch den Nachweis geliefert, dass in den gebräunten Zellen noch reichlich Chlorophyll vorhanden ist. Taucht man nämlich einen braunen Zweig von *Thuja plicata* nur wenige Secunden hindurch in siedendes Wasser, so nimmt er sofort eine ziemlich lebhaft grüne Farbe an. Dasselbe Resultat erhält man, wenn der Zweig in heisses Öl (von 100° C.) getaucht oder an eine erhitzte Metallplatte gedrückt wird. Man ist hieraus zu folgern berechtigt, dass der die Bräunung hervorrufende Farbstoff das Chlorophyll der Pallisadenzellen blos maskire.

Es war im Vorhinein kaum anzunehmen, dass die stattgefundene Temperaturserhöhung den braunen Farbstoff in Chlorophyll verwandelt habe; man musste sich vielmehr fragen, ob derselbe durch die Siedehitze entweder zerstört oder vielleicht in der Weise blos umgelagert worden sei, dass nunmehr das Chlorophyll in erster Linie die Färbung des Zweiges beeinflusste. Ich wählte mir, um dies zu entscheiden, zwei möglichst gleich grosse und gleich schwere Zweige von *Thuja plicata*, welche, von ein- und demselben Baume stammend, nicht den geringsten Unterschied bezüglich der Bräunung erkennen liessen. Einer von diesen Zweigen wurde durch momentanes Eintauchen in kochendes Wasser zum Ergrünen gebracht, worauf ich jeden einzeln zerrieb und mit bestimmten Mengen von Alkohol so lange behandelte, bis schliesslich alles Chlorophyll extrahirt war. Ich erhielt derart zwei vollkommen gleich gefärbte und gleich concentrirte Lösungen, jede von derselben bräunlichgrünen Farbe. Es war also in dem einen Falle weder Chlorophyll rückgebildet noch der Farbstoff zerstört worden; thatsächlich erfolgte eine

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

blosse Anderung in der Vertheilungsweise des grünen und des braunen Farbstoffes.

An den intensiv braun gefärbten Zweigen von *Thuja occidentalis* ist dieses Experiment nicht durchführbar; der braune Farbstoff tritt bereits in relativ zu grossen Mengen auf. Ich werde jedoch am Schlusse dieses Abschnittes zeigen, dass auch hier in den Pallisadenzellen noch unverändertes Chlorophyll vorkommt.

Nach den soeben mitgetheilten Erfahrungen ist es gewiss sehr überraschend, dass jene Farbstoffextracte, die man durch blosses Einlegen unversehrter brauner Thujenzweige in Weingeist erhält, zwar lebhaft gelbbräunlich gefärbt sind, aber keine Spur von Chlorophyll enthalten. Je länger die Einwirkung des Alkohols dauert, desto gesättigter wird die Lösung, bis man endlich selbst durch das Zerreiben der Zweige und nachträgliche Behandlung mit dem Lösungsmittel kein Chlorophyll mehr zu gewinnen vermag. Und doch war die Schattenseite der Zweige grün gewesen; fast im gesammten Blattparenchym war Chlorophyll nachweisbar.

Gleichzeitig mit diesem auffälligen Verschwinden des Chlorophylls kann eine ausserordentliche Vermehrung des braungelben Farbstoffs beobachtet werden. Man vergleiche nur den dunkel grünbraunen Extract aus zerkleinerten und zerriebenen Zweigen mit jener intensiv gelbbraunen Lösung, die auf die vorhin geschilderte Weise zu Stande kömmt.

Es ist hier demnach eine fortschreitende Neubildung des braunen Farbstoffs auf Kosten des vorhandenen Chlorophylls anzunehmen, eine Neubildung, die, was ich nachträglich bemerken will, auch im Dunkeln vor sich geht. Durch das Einlegen der Zweige in Alkohol wird das Protoplasma der Chlorophyll führenden Zellen getödtet und somit für die verschiedensten Substanzen des Zellsaftes in hohem Grade durchlässig. Einzelne derselben können nun in viel wirksamerer Weise, als unter normalen Verhältnissen — d. h. zur Zeit der Winterkälte — modificirend auf das Chlorophyll einwirken. Die vollständige Umbildung desselben in braunen Farbstoff ist nichts als die Fortsetzung und der Abschluss eines schon durch die Wirkung der Kälte eingeleiteten Vorganges. Licht ist hierzu nicht erforderlich. Die Umwandlung des Chlorophylls geht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nur langsam von Statten, und bloss aus dieser Ursache färben sich die erhitzten Thujenzweige nicht allsogleich noch intensiver braun, als sie es ohnehin schon waren.

Bevor ich jedoch in meinen Auseinandersetzungen über die Ursachen und das Zustandekommen der Braunfärbung fortfahre, muss hier noch eine ausführliche Darstellung der chemischen und physikalischen Eigenschaften des in Rede stehenden Farbstoffes eingeschaltet werden.

Derselbe ist wie das Chlorophyll in Wasser unlöslich, durch Alkohol, Äther und andere Lösungsmittel des Chlorophylls dagegen bald mehr, bald weniger leicht extrahirbar. Schüttelt man eine weingeistige Lösung mit Benzol, so nimmt letzteres entweder die gelbbräunliche Farbe des Extractes an, oder es färbt sich — und dies ist der gewöhnliche Fall — schwach röthlich. Man hat es demnach mit einem Farbstoffgemisch zu thun. Doch lässt sich hier das Benzol lange nicht so vortheilhaft als Trennungsmittel anwenden, als wie bei einer normalen Roh-Chlorophyllösung. Etwas günstigere Resultate erhält man, wenn Terpentin- oder Olivenöl verwendet wird. Am schnellsten und vollständigsten jedoch erfolgt die Trennung der beiden Farbstoffe durch Schwefelkohlenstoff: im Alkohol verbleibt ein Körper von rein gelber Farbe, das unveränderte Xantophyll, während sich der Schwefelkohlenstoff eigenthümlich weinroth färbt. Ursache dieser Färbung ist eben die hier zu besprechende Modification des vom Xantophyll getrennten Chlorophylls oder Kyanophylls nach Kraus. Die eigentliche Farbe des Pigmentes ist demnach eine andere, als die der gebräunten Zweige.

Von den makrochemischen Reactionen des braungelben Farbstoffes (verändertes Chlorophyll und Xantophyll) sei nur eine geringe Anzahl hervorgehoben. Ganz kleine Mengen einer Mineralsäure, welche normales Chlorophyll bekanntlich in braunes „Säurechlorophyll“ umwandeln, bewirken noch keinerlei sichtbare Veränderung. Giesst man jedoch langsam und vorsichtig[1] etwas mehr Säure zu, so nimmt die Lösung genau die-

[1] Diese Reaction erfordert desshalb einige Vorsicht, weil aus den gebräunten Thujenzweigen durch Alkohol auch ein als Chromogen auftretendes Glykosid extrahirt wird, welches nach Zusatz von concentrirter

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

selbe blaugrüne Farbe an, wie das Säurechlorophyll bei gleicher Behandlung. In beiden Fällen entsteht das von Frémy als Phyllokyanin bezeichnete Chlorophyllderivat.

Auch den Alkalien gegenüber zeigt der braungelbe Thujenfarbstoff dasselbe Verhalten, wie das Säurechlorophyll. Concentrirte Kalilauge färbt beide intensiv rothbraun.

Nach Timiriaseff[1] soll zerstörtes oder Säurechlorophyll mit einer Lösung von Zinkoxyd in Kali erwärmt, in normales Chlorophyll zurückverwandelt werden. Auch der Thujenfarbstoff nimmt, wenn er mit dem erwähnten Reagens erhitzt wird, eine grüne Farbe an, doch hat man es weder in dem einen noch in dem anderen Falle mit wirklichem Chlorophyll zu thun. Schon das Fehlen der Fluorescenz spricht deutlich dagegen. Askenasy hat auch auf einige spectroskopische Unterschiede aufmerksam gemacht, und führt an, dass bei dem restituirten Chlorophyll Timiriaseff's das Band I im Roth eine deutliche Duplicatur zeigt und die Streifen II und III sehr stark geschwächt sind. Die Verdoppelung des ersten Bandes kann übrigens noch keinen Beweis gegen die Chlorophyllnatur der grünen Lösung abgeben, da dieselbe neuerlich von Pringsheim[2] als eine Eigenthüm-

---

Salz- oder Schwefelsäure ein rothviolettes Spaltungsproduct liefert. Man darf sich daher nicht beirren lassen, wenn die zu untersuchende Farbstofflösung — wie übrigens jeder aus Coniferenblättern bereitete Chlorophyllextract — durch grössere Säuremengen nur anfänglich blaugrün, bald darauf aber tief rothbraun gefärbt wird. Die Bildung des Phyllokyanin wird überhaupt nur desshalb ersichtlich, weil die Zersetzung des Chromogens etwas langsamer vor sich geht, als jene des Chlorophylls oder des braungelben Thujenfarbstoffes. Untersucht man nach mikrochemischer Methode, so ist eine Störung der Reaction nicht zu befürchten. Das Glykosid ist bloss den Zellwänden des Hypoderms und der Gefässbündel eingelagert, wesshalb an Querschnitten allmälig das gesammte Mesophyll, insoweit es im Sommer grün ist, durch Behandlung mit Salzsäure eine spangrüne Farbe erhält.

[1] Timiriaseff: Untersuchungen über das Chlorophyll, Petersburg 1872.

[2] Pringsheim: Untersuchungen über das Chlorophyll, erste Abth. Monatsber. der Berliner Akademie der Wissensch. vom October 1874. Die Verdoppelung des Bandes I ist schon von Gerland, Schönn und Rauwenhoff angegeben, von Kraus jedoch geleugnet worden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lichkeit auch des normalen Chlorophyllspectrums nachgewiesen wurde. — Mir fiel folgender Unterschied auf: Die Streifen I und II sind überhaupt verschwunden und ist an ihre Stelle ein einziges, dunkles, scharfbegrenztes Band getreten, welches hinsichtlich seiner Lage die Mitte einhält zwischen den beiden ersten Bändern des normalen Chlorophyllspectrums.

Ich gehe nun auf das spectroskopische Verhalten des unveränderten Farbstoffes über. Da, wie schon Kraus mittheilte, der eine Bestandtheil desselben normales Xantophyll ist, so gedenke ich hier bloss jene zweite, dunkelrothe Lösung zu berücksichtigen, welche man durch Schütteln des alkoholischen Farbstoffextractes mit Schwefelkohlenstoff erhält. Die Untersuchung wurde mit dem Browning-Sorby'schen Mikrospectralapparate durchgeführt. Im Nachstehenden folgen die Resultate derselben:

1. Das Band I gleicht vollständig dem homologen Streifen im Spectrum des durch eine organische Säure zersetzten Chlorophylls. Es ist etwas schmäler, als wie bei normaler Chlorophylllösung und scheint desshalb gegen das rothe Ende des Spectrums verschoben. Die Duplicatur ist bloss unter sehr günstigen Umständen andeutungsweise sichtbar.

2. Band II ist wie beim Säurechlorophyll gegen Violett zu verschoben.

3. Hinter der *D*-Linie beginnt plötzlich eine starke Verdüsterung des Spectrums; sie reicht bis

4. zum Bande IV, welches genau dieselbe Lage, Breite und Stärke besitzt, wie das charakteristische Band IV *a* des Säurechlorophylls.

5. Hierauf folgt abermals eine schon von Kraus beobachtete Verdüsterung. Das nächste breite Band auf der Fraunhofer'schen Linie *F* kann entweder als der gegen Violett verschobene Streifen IV *b* des Säurechlorophylls oder als das gegen Roth vorgerückte Band V des unveränderten Chlorophylls betrachtet werden.

6. Bald darnach erstreckt sich eine continuirliche Absorption des Blau und Violett bis an das Ende des Spectrums.

Abgesehen von den beiden charakteristischen Verdüsterungen zwischen *D* und *F*, welchen der durch Schwefelkohlenstoff

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ausgeschüttelte Farbstoff seine rothe Färbung verdankt, ist die Ähnlichkeit seines Spectrums mit dem des „Säurechlorophylls" auf den ersten Blick erkennbar. Wenn aber auch organische Säuren bei der Umwandlung des Chlorophylls gebräunter Thujen höchst wahrscheinlich direct betheiligt sind, so spielen doch jedenfalls auch andere, fragliche Substanzen hierbei eine wichtige Rolle.

Das Auftreten der Braunfärbung ist strenge an den Eintritt des Frostes gebunden. Sie unterscheidet sich in dieser Beziehung wesentlich von der Vergilbung ausdauernder Blätter. Diese Abhängigkeit der Erscheinung von der Wirkung der Kälte hat bereits Kraus unzweifelhaft sichergestellt. Der Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Braunfärbung und dem nächtlichen Reife mag als ein hierher gehöriges Beispiel angeführt werden. Nach meinen eigenen Beobachtungen ist manchmal selbst grössere Kälte (minus 6—8° C.) nothwendig, damit die Verfärbung zu Stande komme. Dies gilt namentlich für ältere Zweige von *Taxus baccata*. — Es muss hier ausdrücklich betont werden, dass der Braunfärbung durchaus keine Vergilbung der Zweige, hervorgerufen durch Zerstörung des Chlorophylls im Lichte, vorauszugehen braucht. An *Thuja occidentalis* geht die herbstlich dunkelgrüne Farbe der Blätter ohne weiteres in's Dunkelbraune über, und so geschieht es auch in allen anderen Fällen, wo man es nicht mit einer Combination zweier Verfärbungsweisen zu thun hat.

Wenn wir uns ferner die schon oben erwähnte Unabhängigkeit der Farbstoffbildung vom Lichte vergegenwärtigen, so kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die winterliche Braunfärbung der Blätter eine unmittelbare Folge der Kälte ist. Das Protoplasma wird durchlässig für bestimmte das Chlorophyll modificirende Substanzen des Zellsaftes, ohne dabei seine Lebensfähigkeit einzubüssen; denn mit Eintritt der warmen Jahreszeit bildet es sofort neue Chlorophyllkörner.

Wie aber erklärt sich nun die Einseitigkeit der Braunfärbung? Kraus, welcher die Kälte als alleinige Ursache der letzteren ansieht, glaubt in der Wärmestrahlung den Grund für diese Erscheinung erblicken zu müssen. Zu den Einwänden, welche bereits von Batalin und Askenasy dagegen erhoben

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wurden, gesellt sich noch der hinzu, dass ja die Zweige von *Thuja occidentalis* eine mehr oder weniger verticale Stellung einnehmen, und folglich die Bedingungen der Wärmestrahlung in sehr ungenügender Weise erfüllt sind. Wenn man übrigens einen gebräunten Thujenzweig derart um einen Winkel von 180° dreht, dass nun die grüne Schattenseite nach aussen gewendet erscheint, und denselben in dieser Lage befestigt, so ist selbst nach wochenlanger Frostwirkung keinerlei Änderung der grünen Farbe bemerkbar.

Aus all diesen Thatsachen leitet sich nachstehende Erwägung ab:

Wenngleich die winterliche Bräunung der Blätter als eine unmittelbare Folge der Frostwirkung anzusehen ist, so muss doch die Einseitigkeit derselben auf den Einfluss des Lichtes zurückgeführt werden. Dieser Einfluss ist in der Weise zu verstehen, dass die einseitige Beleuchtung schon zur Zeit der Vegetationsperiode, welche der Winterfärbung vorausgeht, eine chemische Bilateralität der Zweige hervorruft, die nun gerade in dem verschieden reichlichen Auftreten der das Chlorophyll modificirenden Stoffe des Zellinhaltes besteht. So gut als das Licht eine Bilateralität im morphologischen Bau der Thujenzweige bedingt[1], kann es eine solche auch hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung der Gewebe verursachen. Dass man thatsächlich von einer „chemischen Bilateralität" der Blätter sprechen darf, lehrt folgende Beobachtung: Die Blätter von *Taxus baccata*, zur Winterszeit untersucht, weisen in den Pallisadenzellen bloss fettes Öl, im Schwammparenchym dagegen bloss Stärke auf[2]. Dasselbe kann mehr oder weniger deutlich auch an anderen Coniferenblättern beobachtet werden.

Das Licht schafft also im Sommer und Herbste die Vorbedingungen der winterlichen Braunfärbung und somit auch des einseitigen Auftretens der-

---

[1] Vgl. A. B. Frank: Über den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige von *Thuja occidentalis*, Jahrb. f. wissensch. Botanik von Pringsheim, Bd. IX, p. 147 ff.

[2] Eingehende Untersuchungen über diesen Gegenstand behalte ich mir vor.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

selben. Doch erst die Kältewirkung ist die Verfärbung selbst hervorzurufen im Stande.

Es erübrigt mir noch, das Wiederergrünen gebräunter Zweige einer etwas eingehenderen Besprechung zu unterziehen. Von Kraus wird bekanntlich angenommen, dass bei diesem Processe der braune Farbstoff eine Rückwandelung in normales Chlorophyll erleide, und dass hierzu bloss Wärme nothwendig, das Licht dagegen entbehrlich sei. Das Wiederergrünen erfolge desshalb auch im Dunkeln. Mir hat nun gerade diese letztere Thatsache die Vermuthung nahegelegt, dass der ganze Vorgang auf einem blossen Verschwinden des braungelben Farbstoffes beruhen dürfte, in welcher Ansicht mich das oben angeführte Experiment mit den braunen Zweigen von *Thuja plicata* natürlich bestärkt hat.

Zur Entscheidung dieser Frage wurde folgender Versuch durchgeführt.

Wie in einem früheren Falle verwendete ich zwei gleich stark gebräunte und dabei gleich grosse und gleich schwere Zweige, diesmal von *Thuja occidentalis*, von denen der eine in einen kalten (1—4°C.), der andere in einen warmen (15—18°C.) und dunklen Raum gebracht wurde. Dieser letztere Spross war innerhalb zweier Wochen schön ergrünt. Nun zerrieb ich jeden der beiden Zweige und erschöpfte ihn vollständig mit gleichen Mengen von Weingeist. Die eine Lösung war intensiv grün, die zweite dunkel braungrün gefärbt. Hierauf schüttelte ich dieselben mit gleichen Mengen von Benzol, dem gegenüber der amethystrothe Thujenfarbstoff ein ähnliches Verhalten zeigt, wie das Xantophyll. Durch Schütteln mit oftmals erneuertem Weingeist, selbstverständlich nachdem alles Chlorophyll in das Benzol übergegangen war, erzielte ich eine vollständige Trennung des Chlorophylls vom Farbstoffe. Die beiden Lösungen waren nun durchaus vergleichbar geworden. Allein sie zeigten weder hinsichtlich der Färbung noch in Bezug auf die Concentration einen merkbaren Unterschied. Dies beweist uns also, dass das Wiederergrünen gebräunter Zweige durch ein blosses Verschwinden des Farbstoffes, d. h. durch den Eintritt desselben in den erneuten Stoffwechsel, erklärt werden kann, und Nichts hindert uns, diese ein-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

fachste Annahme auch als die richtigste anzusehen. — Aus dem mitgetheilten Versuche geht aber ferner hervor, dass nur ein sehr geringer Theil des vorhandenen Chlorophylls zur Bildung des braungelben Farbstoffes verwendet wird. Bloss durch sein ausserordentliches Tingirungsvermögen ist derselbe im Stande, eine entschiedene Braunfärbung an den Blättern hervorzurufen.

Die winterliche Rothfärbung ausdauernder Blätter ist die dritte Verfärbungsweise, auf welche hier näher eingegangen werden soll. Sie ist bekanntlich eine sehr häufige Erscheinung und H. v. Mohl hat eine ansehnliche Liste von Vertretern aus den einzelnen Pflanzenfamilien zusammengestellt, deren Blätter mit Eintritt des Winters sich roth färben. Doch scheint die Röthung in nicht wenigen Fällen bereits so frühe aufzutreten, dass der Ausdruck „Winterfärbung“ zuweilen nicht mehr ganz zutreffend ist.

Wenn es sich bloss um die bereits zu Stande gekommene Erscheinung selbst handelt, so stellen sich dem Beobachter wohl nur geringe Schwierigkeiten in den Weg. Es ist leicht zu constatiren, dass das rothe Pigment im Zellsafte gelöst ist, möge es nun die Oberhaut des Blattes oder auch das Chlorophyll führende Gewebe desselben roth färben. Wenn sich in der Zelle auch andere Lösungsmittel des Farbstoffes befinden, die aber mit dem Zellsafte nicht leicht mischbar oder in „Saftbläschen“ eingeschlossen sind, so diffundirt das rothe Pigment auch in diese über. Nicht selten sind dann die betreffenden Flüssigkeitstropfen intensiver roth gefärbt, als der Zellsaft selbst. Wo z. B. in anthokyanhältigen Zellen des Mesophylls auch sogenannte „Gerbstoffballen“, das sind stark lichtbrechende Tropfen einer concentrirten Gerbstofflösung vorkommen, da sind dieselben meist dunkel purpurroth gefärbt und können so zur Annahme verleiten, als wären sie die ursprünglichen Träger des Pigments. Doch ist dies, soweit meine Beobachtungen reichen, niemals der Fall.

Hinsichtlich der Vertheilung des rothen Farbstoffes in den einzelnen Gewebsformen der Blätter habe ich namentlich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verschiedene Crassulaceen, an welchen die winterliche Rothfärbung besonders schön ausgeprägt ist, etwas eingehender untersucht.

Die Blattrosetten von *Sempervivum* zeigen vollständige Röthung an all den vom Lichte getroffenen Partien. Es können wohl nirgends so deutlich abgegrenzte „Schattenrisse" auf den sich wechselseitig deckenden Blättern zum Vorschein kommen, als wie gerade hier. Die Zellen der Oberhaut sind meist durchwegs geröthet; nur die Spaltöffnungs- und deren Nachbarzellen sind farblos. Bei *Sempervivum*, *Sedum* etc. gehen die Schliesszellen der Spaltöffnung bekanntlich aus einer Urmutterzelle hervor, die sich erst mehrfach theilt, bis die eigentliche Mutterzelle gebildet wird. Es entsteht so rings um die Spaltöffnung ein Complex zusammengehöriger Zellen, die schon durch ihre Anordnung auf eine gemeinschaftliche Urmutterzelle hinweisen. Diese Zellen sind es nun, welche auch später, nachdem man es in der Epidermis längst schon mit einem Dauergewebe zu thun hat, ihre Zusammengehörigkeit auf die vorhin angeführte Weise erkennen lassen. Sie bilden runde, farblose Inseln in der sonst purpurrothen Epidermis.

Bei *Sempervivum calcareum* Jord., *glaucum* Ten. und *Mettenianum* Lehm. et Schn. machte ich ferner die nicht uninteressante Beobachtung, dass am Grunde der Blätter, wo in Folge des Lichtmangels selbst kein Chlorophyll mehr gebildet wird, nichtsdestoweniger ebenfalls eine schön rosenrothe Färbung der Oberhaut und des Mesophylls auftritt. Jedes Blatt sondert sich gleichsam in drei Theile: der oberste besitzt eine dunkelrothe Epidermis und Chlorophyll führendes Mesophyll, der mittlere zeigt bloss die Grünfärbung, der untere Theil bloss Röthung. — Ich werde später, wenn von den Ursachen der Rothfärbung die Rede sein wird, auf dieses Verhältniss nochmals zurückkommen.

Bei den Arten der Gattung *Sedum* röthen sich ebenfalls die dem Lichte zugekehrten Partien der Blätter. Die Oberhaut ist entweder, mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen, im weiteren Sinne des Wortes[1] gleichmässig verfärbt, oder die anthokyan-

[1] Also die gesammte Descendenz der Urmutterzelle.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hältigen Zellen bilden ein weitmaschiges Netz, in dessen einzelnen Maschen sich je eine ungewöhnlich grosse und farblose Zelle befindet. Es sind dies die von Engler an Sedumblättern entdeckten Schlauchzellen. Als Beispiele führe ich *Sedum album* L. und *S. Clusianum* Gass. an.

Bei all den von mir untersuchten Species dieser Gattung waren die in die Blätter einbiegenden Gefässbündel von purpurrothen Strangscheiden umhüllt. Die Gefässbündel selbst waren farblos. Es enthielt allerdings nicht jede Strangscheidenzelle Anthokyan, wohl aber die Mehrzahl derselben. An Längsschnitten konnte man derart schon makroskopisch den durch feine, dunkelrothe Linien angedeuteten Verlauf der Gefässbündel wahrnehmen. — Auch einzelne Zellen des Mesophylls waren oftmals geröthet; sie bildeten bei *Sedum reflexum* L. 3—4 Zellreihen unterhalb der Epidermis, mit gänzlich unverfärbten Zellen häufig abwechselnd, eine geradlinig fortlaufende Reihe, während am Querschnitte des cylindrischen Blattes ein ziemlich vollständiger Ring sichtbar wurde. Die roth tingirten Mesophyllzellen lagen also in der Mantelfläche eines Cylinders.

Bei *Umbilicus chrysanthus* Boiss. et Hldr. färbt sich merkwürdigerweise gerade die Descendenz der Urmutterzelle bis auf die beiden Schliesszellen roth. Der übrige Theil der Epidermis zeigt die Röthung nur stellenweise oder auch gar nicht.

Ausser den besprochenen Crassulaceen sei hier noch *Saxifraga Geum* angeführt: Licht- und Schattenseite der Blätter sind in ganz gleicher Weise geröthet. An der Blattunterseite fallen ungefähr 1 Millim. breite, dem Verlaufe der Gefässbündel folgende Streifen durch ihre ausnehmend dunkelrothe Färbung auf. Dieselben sind aus länglichen, verhältnissmässig grossen Zellen zusammengesetzt und fehlen hier die sonst sehr zahlreichen, lichten Spaltöffnungszellen. — Übrigens führt nicht bloss die Oberhaut, sondern auch das Pallissaden- und theilweise selbst das Schwammparenchym Anthokyan.

Wenn ich mich dieser letzteren Bezeichnung nun schon zu wiederholten Malen bedient habe, so geschah dies desshalb, weil sie vorläufig doch mehr ein Sammelname für einen gewissen Farbstoffcomplex, als die Benennung eines genau präcisirten,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

chemischen Individuums ist[1]. Eingehende Untersuchungen über die chemische Natur des rothen Farbstoffes habe ich nicht angestellt, doch scheint es mir als nahezu gewiss, dass derselbe wirklich in einem genetischen Zusammenhange mit den Gerbstoffen stehe. Ob jedoch der Gerbstoff direct als Chromogen des Anthokyans auftritt, wie von Wigand[2] behauptet wurde, ist allerdings noch fraglich.

Was die Ursachen der winterlichen Rothfärbung anlangt, so haben wir keine Ursache, von der bereits durch H. v. Mohl aufgestellten Erklärungsweise abzuweichen. Der Einfluss, den er hierbei dem Lichte zuschrieb, ist von diesem Forscher in seinem richtigen Ausmasse erkannt worden.

Die oben angeführten Beobachtungen über das Auftreten der Rothfärbung lassen eine dreifache Unterscheidung der diesbezüglichen Fälle zu: 1. Dieselbe ist direct bloss von der Wirkung des Lichtes abhängig. Hierher gehören die meisten Arten von *Sedum* und *Sempervivum*. 2. An ein- und demselben Blatte erfolgt die Röthung theils abhängig, theils unabhängig vom Lichte:[3] *Sempervivum calcareum, glaucum* und *Mettenianum*. 3. Die Rothfärbung tritt an der beleuchteten wie an der unbeleuchteten Seite der Blätter auf und ist daher eine Abhängigkeit derselben von der Wirkung des Lichtes nicht nachweisbar: *Saxifraga Geum*. — Als gemeinschaftliche Ursache der winterlichen Rothfärbung lässt sich daher in diesen Fällen kaum etwas Anderes als der Eintritt der Vegetationsruhe ansehen. Das Licht kann hierbei unter Umständen auch entbehrlich sein.

Ich habe schon mehrere Male erwähnt, dass die soeben eingehend geschilderten Verfärbungsweisen ausdauernder Blätter

---

[1] Vgl. übrigens Carl Kraus: Studien über die Herbstfärbung der Blätter und über die Bildungsweise der Pflanzensäuren. Buchner's Neues Repertorium für Pharmacie, Bd. XII, p. 273 ff.

[2] Wigand: Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes und der Pflanzenfarbe. Bot. Ztg. 1862, p. 121 ff.

[3] Eine ganz ähnliche Erscheinung ist von Wiesner an *Geranium Robertianum* beobachtet worden. Siehe l. c. p. 33, 3. Anmerkung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auch combinirt auftreten können. Sie bewirken dadurch scheinbare Übergänge untereinander, welche leicht zu Täuschungen Veranlassung geben.

Die häufigste Combination ist diejenige zwischen der Gelb- und der Braunfärbung. An *Taxus baccata* combiniren sich diese beiden Verfärbungsweisen bloss insoferne, als sie an ein- und demselben Individuum sichtbar sind: Die jüngeren Zweige vergilben, die älteren bräunen sich. An *Juniperus virginiana* und *Sabina*, zuweilen auch an *Thuja occidentalis*, *Buxus sempervirens* u. a. betrifft die Gelb- und die Braunfärbung selbst ein- und dasselbe Blatt. Zuerst tritt im Herbste Vergilbung ein, ohne dass dabei sämmtliches Chlorophyll des Blattparenchyms zerstört würde. Dann folgt mit den ersten Frostnächten die Bräunung, wobei der Rest des Chlorophylls in den braungelben Farbstoff umgewandelt wird. Taucht man einen derart verfärbten Zweig von *Juniperus virginiana* in siedendes Wasser, so nimmt er, während er früher braungelb war, sofort eine rein gelbe Farbe an. Im Frühjahre erfolgt dann das Verschwinden der beiden Verfärbungsweisen in der umgekehrten Reihenfolge ihres Auftretens. Zuerst verschwindet (von Anfang bis Ende März) die Braunfärbung und hierauf langsam die Gelbfärbung. Dasselbe findet statt, wenn die beiden Erscheinungen gesondert auftreten. Das Vergilben ist demnach unbedingt eine grössere Schädigung am Leben der Pflanze, als die das Braunwerden bewirkende Erscheinung.

Zuweilen kommt es auch vor, dass an einer bestimmten Pflanze das Verschwinden der Braunfärbung mit dem von Batalin beobachteten Gelbwerden der Blätter zeitlich zusammenfällt; so z. B. bei *Thuja plicata*. Wer nicht weiss, dass in diesen Fällen zu Beginn des Winters die grüne Farbe der Blätter sofort in Braun verwandelt wurde, der könnte vielleicht meinen, dass hier ebenfalls eine ähnliche Combination vorliege, wie bei *Juniperus virginiana* oder, was noch unrichtiger wäre, dass die Gelb- und Braunfärbung nur zwei verschiedene Stadien ein- und derselben Erscheinung seien.

Ein combinirtes Auftreten der Braunfärbung und der Röthung ist schon von Kraus beobachtet worden: „Bei missfärbigen (gebräunten) Blättern, die daneben mehr oder weniger

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

roth erscheinen (Wachholder, *Taxus*) ist auch ein in Wasser löslicher rother Farbstoff vorhanden, wohl derselbe, welcher die winterliche Röthung zahlloser anderer Blätter hervorruft."

Als eine Combination zwischen Vergilbung und Rothfärbung lässt sich ein grosser Theil der herbstlichen Verfärbungserscheinungen auffassen. Nur wird hier das Gelbwerden der Blätter durch andere Ursachen bedingt, als bei der winterlichen Gelbfärbung.

Die Hauptresultate der vorliegenden Arbeit lassen sich in folgende fünf Punkte zusammenfassen:

1. Sämmtliche Verfärbungserscheinungen ausdauernder Blätter beruhen auf drei untereinander ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen.

2. Die Gelbfärbung ist eine Folge der Zerstörung des vorhandenen Chlorophylls bei mangelnder Neubildung desselben. Ursache der Zerstörung ist das Licht. Die Verfärbung tritt desshalb vorzugsweise an den beleuchteten Partien der Blätter und Zweige auf.

3. Die Braunfärbung wird hervorgerufen durch Bildung eines aus dem Chlorophyll hervorgehenden braungelben Farbstoffes. Unmittelbare Ursache der Verfärbung ist die Kälte, während das Licht bloss die Vorbedingungen der Bräunung schafft. Dieselben bestehen in dem Auftreten gewisser, das Chlorophyll modificirender Stoffe, die aber erst in Folge des Frostes auf dasselbe einwirken können. Weil das Licht bei dem Zustandekommen der Braunfärbung, wenn auch nur indirect, betheiligt ist, so tritt auch diese Verfärbungsweise bloss einseitig auf. Das Wiederergrünen gebräunter Zweige ist durch das blosse Verschwinden des braungelben Farbstoffes zu erklären; denn thatsächlich wird nur ein geringer Theil des vorhandenen Chlorophylls in denselben umgewandelt. Taucht man gebräunte Zweige von *Thuja plicata* in siedendes Wasser, so nehmen sie sofort eine grüne Farbe an.

4. Die Rothfärbung ist auf die Entstehung von Anthokyan zurückzuführen. Dasselbe färbt entweder bloss die Oberhaut

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Blattes, die Strangscheiden der Gefässbündel oder auch das Mesophyll roth. Seine Bildung erfolgt bald abhängig, bald unabhängig vom Lichte und wird im Wesentlichen bedingt durch den Eintritt der Vegetationsruhe.

5. Scheinbare Übergänge zwischen diesen drei Verfärbungsweisen, namentlich von der Gelb- zur Braunfärbung, beruhen auf einer Combination der letzteren und können daher erst in zweiter Linie berücksichtigt werden.